

ПАРАЗИТОФАУНА РАЗЛИЧНЫХ ГРУПП МОЛОДИ КРАСНОЙ
ONCORHYNCHUS NERKA (WALB.)
 ЛОКАЛЬНОГО СТАДА АЗАБАЧЬЕГО ОЗЕРА

С. М. Коновалов, А. Г. Шевляков и В. К. Красин

Институт биологии моря,
 Владивосток, Камчатское отделение ТИНРО, Петропавловск-Камчатский

На озере Азабачьем (бассейн р. Камчатки) был проведен сравнительный анализ паразитофауны группировок молоди красной, отличающихся строением чешуи, который показал, что молодь локального стада и в экологическом отношении не представляет собой однородной группировки. При этом паразитологические данные свидетельствуют о том, что молодь красной в этом озере образует три основные группы, отличающиеся своей экологией: прибрежную, рыбы которой в основном питаются бентосом и воздушными насекомыми; пелагическую, питание которой происходит главным образом за счет планктона, и промежуточную со смешанным питанием как донными, так и планктонными организмами.

Панмиксная популяция, более или менее изолированная от других подобных популяций, представляет собой элементарную эволюирующую единицу (Шмальгаузен, 1968). Поэтому исключительно важно уметь дифференцировать подобные популяции и проводить их сравнительное изучение. После исследований Хартмана и Релея (Hartman a. Raleigh, 1964) на красной — *Oncorhynchus nerka* — стало очевидным отсутствие панмиксии среди рыб локального стада и его гетерогенность, поскольку рыбы различных нерестовых речек и озерных нерестилищ зачастую изолированы на 90% и более. Не исключено, что подобный генетический полиморфизм локального стада, обусловленный стабильностью составляющих его изолятов (панмиксных популяций), определяет заметные различия в экологии особей разных изолятов. Это обстоятельство послужило поводом для более углубленного изучения структуры локального стада. Перед нами стояли следующие задачи: попытаться разработать метод дифференциации изоляторов и изучить особенности экологии рыб разных изолятов в пределах локального стада. Для этого была систематизирована изменчивость чешуи годовиков красной локального стада Азабачьего озера, в результате чего удалось выделить 6 основных типов чешуи и соответственно столько же группировок молоди (Коновалов и др., 1970). Предварительный анализ распределения этих типов чешуи среди рыб разных изолятов показал, что оно не носит случайный характер. Каждый тип проявляется либо у одного, либо сразу у нескольких изолятов.

Однако не во всех случаях можно достаточно точно дифференцировать рыб разных изолятов по чешуе. Поэтому для разработки более совершенного метода, а также для оценки различий в экологии разных группировок мы изучили паразитофауну молоди, относящейся к 6 выделенным типам чешуи, тогда как в паразитофауне рыб обычно отражаются все сложные и многогранные связи рыб с внешней средой и обитателями биотопов. Многие паразиты приспособлены к строго определенным абиотическим факторам и узкому кругу промежуточных хозяев, благодаря

чему каждый паразит указывает на какие-то конкретные связи рыбы с внешней средой. Это обстоятельство делает крайне ценным метод экологического анализа, основанный на исследовании паразитофауны рыб. Кроме того, уже сравнительно давно было замечено, что с помощью паразитов можно улавливать различия в экологии внутривидовых группировок даже в пределах небольшого озера (Шульман и др., 1959). Все это позволяло надеяться на успех при использовании паразитов для решения поставленных вопросов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работы проводились на оз. Азабачьем, которое находится в бассейне р. Камчатки и представляет собой одно из крупнейших нерестово-выростных водоемов красной этой реки. По данным Крохина, Крогиус и Куренкова, длина озера примерно 13 км, ширина около 8 км, при максимальной глубине 33.5 м.

Основным материалом для данной работы послужили результаты полных паразитологических вскрытий 85, 98, и 216 экземпляров молоди красной, выловленной 2, 9 и 18 июля 1969 г. в озере близ истока Азабачьей протоки. Поскольку молодь всех групп перед скотом концентрировалась близ истока, то в каждом трале встречался смешанный материал. Молодь до паразитологического вскрытия держалась в аквариумах либо фиксировалась слабым раствором формалина. Одновременно с паразитологическим вскрытием изучалась чешуя, поэтому мы имели возможность разделить всю молодь на 6 групп, соответствующих основным типам чешуи, которые для удобства обозначены буквами *b*, *c*, *d*, *f*, *h*, *i*. Малочисленные группы молоди, хотя и изучались, но из-за отсутствия репрезентативных выборок рассматриваться не будут.

В качестве дополнительного материала использованы результаты вскрытий молоди, выловленной неводом на 8 прибрежных станциях по 50 экземпляров в каждой. Нами также была изучена зараженность *Diphyllbothrium* sp. pl. производителей красной со следующих нерестилищ бассейна Азабачьего озера: р. Лотная (65 экз.), Рыбоводные ключи (100 экз.), р. Бушуйка (350 экз.), р. Пономарка (100 экз.) и ключ Аххол (50 экз.). Работа была выполнена на базе Камчатского отделения ТИНРО на оз. Азабачьем благодаря большой помощи сотрудников отделения. Авторы выражают глубокую благодарность за помощь и содействие В. Я. Леванидову, А. Г. Крюкову, В. А. Максимову и др. Мы также признательны нашим коллегам В. Е. Ильину, О. А. Рассадникову и Г. Я. Щербинину за оказанное содействие во время паразитологического анализа красной.

ПАЗИТОФАУНА МОЛОДИ ЛОКАЛЬНОГО СТАДА

У годовиков красной нами обнаружено 17 видов паразитов (*Protozoa* — 5; *Cestoda*, *Trematoda* и *Nematoda* — по 3, *Acanthocephala* — 2 и *Crustacea* — 1; табл. 1—6). Среди обнаруженных простейших миксоспоридии отличаются тем, что для них известны места, где происходит заражение. Наиболее сильно молодь красной заражена *Myxobolus neurobius*. Споры этого вида, как и споры двух других (*M. krokhini* и *Leptotheca krogiusi*), относятся к медленно опускающимся, и фактически заражение может происходить как в толще воды, так и на дне водоема (Шульман, 1966). Следует обратить внимание на то, что споры *L. krogiusi* значительно уступают в размерах спорам двух других видов, поэтому вероятность заразиться этим паразитом в толще воды заметно больше, так как его споры дольше парят в толще воды.

Среди цестод наиболее часто встречался *Diphyllbothrium* sp. pl. Поскольку у некоторых представителей этого рода известен жизненный цикл (Guttowa, 1963, и др.), можно предположить, что и здесь первыми промежуточными хозяевами являются представители родов *Cyclops* или

Diaptomus, т. е. заражение рыб связано с питанием планктоном. Заражение *Eubothrium salvelini* также связано с питанием копеподами, тогда как *Cyathocephalus truncatus* попадает в рыбу при потреблении в пищу обитателей дна — гаммарид (Гинецинская, 1959).

Жизненный цикл дигенетических сосальщиков связан с моллюсками, которые в большинстве случаев являются первыми и иногда вторыми промежуточными хозяевами. В некоторых случаях церкарии активно внедряются в рыбу и инцистируются, образуя метацеркарии. В нашем материале примером может служить стригейдная метацеркария, обнаруженная единственный раз у молоди на жабрах. Что касается *Crepidostomum farionis*, который в небольшом числе и изредка встречался у красной, то в литературе нет единого мнения о его жизненном цикле. Некоторые авторы считают, что заражение происходит при поедании личинок воздушных насекомых (представителей *Ephemeroptera*), у которых инцистируются метацеркарии (Гинецинская, 1959). Но существует мнение, что вторым промежуточным хозяином также может быть *Gammarus pulex* и *Hexagenia* sp. (Dawes, 1947). Жизненный цикл *Phyllodistomum conostomum* пока неизвестен, однако мы знаем, что первыми промежуточными хозяевами всех дигенетических сосальщиков служат моллюски. Судя по тому, что этим паразитом заражены преимущественно гольцы-моллюскоеды, можно по аналогии с другим паразитом лососевых — *Ph. simile* — предположить, что и вторым промежуточным хозяином *Ph. conostomum* являются моллюски.

Из нематод, встреченных у молоди, жизненный цикл изучен достаточно полно только у *Cystidicola farionis*, у которой промежуточный хозяин — *Pontoporeia affinis* (Amphipoda). Заражение молоди скребнем *Neoechinorhynchus rutili* происходит при поедании остракод. В свою очередь *Metechinorhynchus salmonis* рассматривается как иольдиевый реликт, поскольку его вторым промежуточным хозяином служит реликтовый рачок — *Pontoporeia affinis*. Таким образом, заражение скребнями происходит только при питании бентосом.

Следовательно, большинство встреченных паразитов можно разделить в зависимости от места в водоеме, где происходит заражение, на пелагических и придонных. В первую группу войдут такие паразиты, как *Eubothrium salvelini* и *Diphyllobothrium* sp. К паразитам, заражение которыми происходит только у дна, относятся *Cyathocephalus truncatus*, *Crepidostomum farionis*, *Phyllodistomum conostomum*, *Cystidicoloides tenuissima*, *Cystidicola farionis*, *Neoechinorhynchus rutili*, *Metechinorhynchus salmonis*.

Микоспоридии занимают промежуточное положение, поскольку рыба может заглотить спору как в толще воды, так и у дна.

ОСОБЕННОСТИ ПАЗАРИТОФАУНЫ ГРУППИРОВОК МОЛОДИ КРАСНОЙ

Как уже говорилось выше, локальное стадо зачастую не представляет собой панмиксную группировку особей. Следовательно, оно может не быть экологически однородной группой, а состоять из нескольких группировок молоди, имеющих более или менее отличную экологию. Приводимый ниже анализ паразитофауны групп молоди, выделенных на основании особенностей строения чешуи, основан на тех экологических характеристиках паразитов, которые даны в предыдущем разделе, и служит для доказательства справедливости предположения о существовании экологических группировок у молоди красной оз. Азабачьего.

Паразитофауна молоди типа *b* самая богатая и разнообразная по сравнению с другими группами (табл. 1). Всего нами обнаружено у молоди с чешуей этого типа 17 видов паразитов, т. е. все те, о которых упоминалось в предыдущем разделе. Наиболее сильно молодь заражена *Muzobolus neurobius*, *Trichodina nigra kamchatika*, *Trichophrya piscium*, *Cystidicola farionis* и *Ergasilus auritus*. Встреченные у молоди этой группы паразиты свидетельствуют о смешанном питании как донными, так и планктонными животными. Несмотря на то что многие паразиты, жизнен-

Т а б л и ц а 1
Паразитофауна молоди с чешуей типа *b*

Паразит	1-е траление (26 экз.)				2-е траление (38 экз.)				3-е траление (83 экз.)				Итого (147 экз.)			
	% зара- жения	интенсивность			% зара- жения	интенсивность			% зара- жения	интенсивность			% зара- жения	интенсивность		
		сред- няя	мин.	макс.		сред- няя	мин.	макс.		сред- няя	мин.	макс.		сред- няя	мин.	макс.
<i>Leptothea krogiosi</i>	—	—	—	—	2.6	—	—	—	2.4	—	—	—	2			
<i>Myxobolus neurobius</i>	69	—	—	—	68.4	—	—	—	77	—	—	—	73.5			
<i>M. krokhini</i>	3.8	—	—	—	2.6	—	—	—	—	—	—	—	1.4			
<i>Trichodina nigra kamchatika</i> . .	23	—	—	—	31.5	—	—	—	55	—	—	—	44			
<i>Trichophrya piscium</i>	27	—	—	—	53	—	—	—	92	—	—	—	71			
<i>Eubothrium salvelini</i>	11.5	6.7	1	11	7.9	1.7	1	2	10.6	1.5	1	5	9.5	2.5	1	11
<i>Diphyllbothrium</i> sp. pl.	38.4	2.3	1	4	36.8	1.6	1	6	39.7	1.26	1	6	37.4	1.53	1	6
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	7.6	1	1	1	2.6	1	—	—	1.2	1	—	—	2.7	1	1	1
<i>Crepidostomum farionis</i>	15.4	3.8	1	8	2.6	2	—	—	8.4	3.6	1	11	8.2	3.3	1	11
<i>Phyllodistomum conostomum</i> . . .	3.8	6	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.7	6		
<i>Strigeidae</i> gen. sp. (metacercaria)	—	—	—	—	2.6	1	—	—	—	—	—	—	0.7	1		
<i>Cystidicola farionis</i>	77	6.6	1	21	84	7.6	1	22	81	9.7	1	35	89	8.6	1	35
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	7.6	2	1	3	2.6	2	—	—	—	—	—	—	2	2	1	3
<i>Philonema oncorhynchi</i>	—	—	—	—	10.5	1	1	1	—	—	—	—	3.4	1	1	1
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.8	1	—	—	—	—	—	—	1.2	5	—	—	1.4	3	1	5
<i>Metechinorhynchus salmonis</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	1.2	1	—	—	0.7	1		
<i>Ergasilus auritus</i>	85	5.7	1	11	89	7.5	1	27	81	7.3	1	26	85	6.4	1	27

ные циклы которых связаны с донными организмами, слабо заражают молодь, их большое видовое разнообразие говорит о существенной роли донных животных в питании молоди. Из донных организмов в питании преобладают ракообразные, тогда как моллюсками красная если и питается, то исключительно редко. В то же время молодь этого типа питается планктоном, что подтверждается наличием у нее *Diphyllbothrium* sp. и *Eubothrium salvelini*. Сильная инвазия *Myxobolus neurobius* еще раз свидетельствует о смешанном характере питания, поскольку, возможно, вызвана тем, что молодь заражается как в пелагиали, так и у дна.

Заметно беднее в качественном отношении паразитофауна молоди с чешуей типа с. У нее обнаружено всего 8 видов паразитов (табл. 2).

Т а б л и ц а 2
Паразитофауна молоди с чешуей типа с
(вскрыто 20 экз.)

Паразит	% зара- жения	Интенсивность		
		сред- няя	мин.	макс.
<i>Myxobolus neurobius</i>	70			
<i>Trichodina nigra kamchatika</i>	60			
<i>Trichophrya piscium</i>	90			
<i>Eubothrium salvelini</i>	5	1		
<i>Diphyllbothrium</i> sp. pl.	55	2.5	1	6
<i>Crepidostomum farionis</i>	10	1	1	1
<i>Cystidicola farionis</i>	80	9	2	23
<i>Ergasilus auritus</i>	95	8	1	3.5

Однако не исключено, что в какой-то степени это вызвано тем, что вскрыто гораздо меньшее число рыб и по этой причине многие редкие паразиты нам не встретились. Как и в первом случае, молодь этого типа сильно заражена *Myxobolus neurobius*, *Trichodina nigra kamchatika*, *Trichophrya piscium*, *Cystidicola farionis* и *Ergasilus auritus*. Кроме того, она несколько сильнее заражена *Diphyllbothrium* sp. Таким образом, паразитологические данные говорят в пользу смешанного питания молоди типа с.

У молоди с чешуей типа d обнаружено 12 видов паразитов. Наиболее сильно она была заражена *Myxobolus neurobius*, *Trichodina nigra kamchatika*, *Trichophrya piscium*, *Cystidicola farionis* и *Ergasilus auritus*. Молодь этого типа слабо инвазирована *Diphyllbothrium* sp. Это не столь заметно в табл. 3, но наш вывод основан еще на дополнительном вскрытии 400 эк-

Т а б л и ц а 3
Паразитофауна молоди с чешуей типа d
(вскрыто 53 экз.)

Паразит	% зара- жения	Интенсивность		
		сред- няя	мин.	макс.
<i>Leptotheca krogusi</i>	1.9			
<i>Myxobolus neurobius</i>	62			
<i>Trichodina nigra kamchatika</i>	55			
<i>Trichophrya piscium</i>	76			
<i>Eubothrium salvelini</i>	15	1.8	1	3
<i>Diphyllbothrium</i> sp. pl.	34	1.2	1	3
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	5.7	1	1	1
<i>Crepidostomum farionis</i>	11	2	1	4
<i>Cystidicola farionis</i>	85	7.2	1	25
<i>Philonema oncorhynchi</i>	1.9	1		
<i>Neoechinorhynchus rutili</i>	3.8	1	1	1
<i>Ergasilus auritus</i>	89	5.9	1	19

земляров молоди этого типа, взятых из 8 уловов неводом вдоль берега, где молодь практически была не заражена этим паразитом. Эти же уловы показали, что молодь типа *d* предпочитает держаться в прибрежной зоне длительное время. Какая-то часть молоди этого типа возраста 1+ в сентябре ловилась нами в середине озера на разных глубинах (до 15 м), но во всех случаях желудки были наполнены воздушными насекомыми. Таким образом, несмотря на смешанное питание, у молоди этого типа существенно снижена доля планктонных веслоногих ракообразных и в питании преобладают воздушные насекомые, а также донные ракообразные и личинки воздушных насекомых.

Т а б л и ц а 4
Паразитофауна молоди с чешуей типа *f*
(вскрыто 53 экз.)

Паразит	%, зара- жения	Интенсивность		
		сред- няя	мин.	макс.
<i>Leptothecca krogiusi</i>	5.7			
<i>Myxobolus neurobius</i>	24.5			
<i>Trichodina nigra kamchatika</i>	66			
<i>Trichophrya piscium</i>	83			
<i>Diphyllbothrium</i> sp. pl.	96	4.6	1	10
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	11.3	11.3	1	32
<i>Crepidostomum farionis</i>	1.9	1	1	
<i>Cystidicola farionis</i>	91	7.3	1	25
<i>Metechinorhynchus salmonis</i>	9.4	11	1	22
<i>Ergasilus auritus</i>	70	6.7	1	22

Только 10 видов паразитов отмечено у молоди типа *f*. Наиболее сильно она заражена *Trichodina nigra kamchatika*, *Trichophrya piscium*, *Diphyllbothrium* sp., *Cystidicola farionis* и *Ergasilus auritus* (табл. 4). Следует отметить, что молодь этого типа по сравнению с ранее рассмотренными группами слабее заражена *Myxobolus neurobius* и сильнее — *Leptothecca krogiusi*. Это обстоятельство, возможно, объясняется тем, что молодь типа *f* больше приурочена к пелагиали и не имеет возможности заглатывать споры, уже опустившиеся на дно. Подтверждением также может служить сильное заражение *Diphyllbothrium* sp. молоди этой группы. Тем не менее питание молоди этого типа еще носит смешанный характер, поскольку встречаются *Cyathocephalus truncatus*, *Metechinorhynchus salmonis* и др. Однако и эти паразиты имеют хозяев, обитающих над грунтом. Таким образом, несмотря на смешанное питание молоди этого типа как планктонными, так и донными организмами, первые играют основную роль, и молодь в большей степени приурочена к пелагиали.

Исследование молоди типа *h* показало, что она имеет сходную паразитофауну с молодью типа *f*. У нее обнаружено 11 видов паразитов. Наиболее сильно она инвазирована *Trichodina nigra kamchatika*, *Trichophrya piscium*, *Diphyllbothrium* sp. pl., *Cystidicola farionis* и *Ergasilus auritus* (табл. 5). Заражение красной *Myxobolus neurobius* еще более низкое, чем у типа *f*, тогда как инвазия *Leptothecca krogiusi* осталась на том же уровне. Это, а также отсутствие *Cyathocephalus truncatus* и скребней говорит о еще меньшей роли придонных беспозвоночных в питании молоди этой группы. Несколько большая инвазия *Crepidostomum farionis* свидетельствует о питании воздушными насекомыми. Следовательно, у молоди этого типа еще более сильно выражена ее приуроченность к пелагиали озера.

У молоди типа *i* найдено 10 видов паразитов. Из них наиболее сильно заражают красную *Trichodina nigra kamchatika*, *Trichophrya piscium*, *Diphyllbothrium* sp., *Cystidicola farionis* и *Ergasilus auritus* (табл. 6). Как и в предыдущем случае, налицо почти полное отсутствие паразитов,

заражение которыми происходит через донных беспозвоночных. Паразитофауна молоди этого типа почти полностью сходна с таковой красной типа *h*, что заставляет отнести ее к группировкам, приуроченным к пелагиали.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сравнительный обзор паразитофаун нескольких групп молоди выявил следующие закономерности.

1. У красной различных групп встречаются паразиты, заражение которыми остается очень высоким независимо от особенностей экологии, присущих только молоди данной группы. К таким паразитам относятся *Trichodina nigra kamchatika*, *Trichophrya piscium*, *Cystidicola farionis* и *Ergasilus auritus*. Это можно объяснить тем, что молодь заражается вышеперечисленными паразитами с одинаковой вероятностью в любом участке озера. Что касается заражения *T. nigra*, *Tr. piscium* и *E. auritus*, то это легко предположить, поскольку это паразиты с прямым циклом развития, тогда как заражение *Cystidicola farionis* пока связывают главным образом с *Gammaridae*. По всей вероятности, круг промежуточных хозяев *C. farionis* не ограничивается бокоплавами и не исключено, что заражение происходит и при питании планктоном (Трофименко, 1969).

2. У красной встречаются паразиты, которые сильно заражают одни группировки и слабо — другие. Это явное свидетельство существования определенных различий в экологии некоторых группировок молоди. Таких паразитов можно использовать в качестве основных индикаторов при решении поставленных перед нами вопросов. К сожалению, их обычно

Таблица 5
Паразитофауна молоди с чешуей типа *h*

Паразиты	1-е траление (34 экз.)				2-е траление (23 экз.)				3-траление (37 экз.)				Итого (94 экз.)			
	интенсивность			% зара- жения	интенсивность			% зара- жения	интенсивность			% зара- жения	интенсивность			
	сред- няя	мин.	макс.		сред- няя	мин.	макс.		сред- няя	мин.	макс.					
<i>Leptotheca krogiusi</i>	2.9	—	—	—	17.3	—	—	—	—	—	—	5.3	—	—	—	
<i>Myxobolus neurobii</i>	14.7	—	—	—	26	—	—	—	13.5	—	—	17	—	—	—	
<i>M. krokhini</i>	5.8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2.1	—	—	—	
<i>Trichodina nigra kamchatika</i>	62	—	—	—	57	—	—	—	62	—	—	61	—	—	—	
<i>Trichophrya piscium</i>	35	—	—	—	70	—	—	—	97	—	—	68	—	—	—	
<i>Eubothrium salvelini</i>	5.8	2	1	3	—	—	—	—	—	—	—	9.1	2	1	3	
<i>Dipyllobothrium</i> sp. pl.	97	4.4	1	10	96	4.6	1	3	92	—	—	94.7	4.5	1	10	
<i>Crepidostomum farionis</i>	5.8	1.5	1	2	8.6	1.5	1	2	2.7	—	—	5.3	1.4	1	2	
<i>Cystidicola farionis</i>	76	7.2	1	31	83	6.4	2	18	86	7	1	82	6.7	1	34	
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	8.8	3.3	2	5	—	—	—	—	—	—	—	3.2	3.3	2	5	
<i>Ergasilus auritus</i>	91	7	1	14	9.6	7	2	18	78	6.5	2	15	87	6.8	1	16

Т а б л и ц а 6
Паразитофауна молоди с чешуей типа *i*
(вскрыто 13 экз.)

Паразиты	% зара- жения	Интенсивность		
		сред- няя	мин.	макс.
<i>Myxobolus neurobius</i>	31			
<i>Trichodina nigra kamchatika</i> . . .	69			
<i>Trichophrya piscium</i>	77			
<i>Eubothrium salvelini</i>	7.7	3		
<i>Diphylllobothrium</i> sp. pl.	100	6	1	12
<i>Cystidiccla farionis</i>	92	7	2	17
<i>Cystidicoloides tenuissima</i>	15.4	2	2	2
<i>Philonema oncorhynchi</i>	7.7	16		
<i>Ergasilus auritus</i>	85	9.5	3	26

встречается немного. В данном случае можно назвать только двух — это *Myxobolus neurobius* и *Diphylllobothrium* sp. Кроме того, некоторые паразиты дают более или менее четкие различия, но слабая инвазия позволяет использовать их только в качестве вспомогательных индикаторов (*Eubothrium salvelini*, *Crepidostomum farionis* и др.).

Таким образом, на основании строения чешуи всю молодь можно свести к двум группам. В первую войдут все типы, не имеющие ложных годовых зон на чешуе (*b*, *d*, *c*), во вторую — все типы, имеющие ложные годовые кольца (*f*, *h*, *i*). Эти наиболее хорошо отличающиеся по чешуе группы имеют принципиальные различия в зараженности некоторыми паразитами. Так, первая группа характеризуется сильной инвазией *Myxobolus neurobius* и слабой — *Diphylllobothrium* sp., тогда как вторая, наоборот, заметно сильнее заражена *Diphylllobothrium* sp. и слабее *M. neurobius*.

Подобное сравнение не очень наглядно и относительно. В связи с тем что нам неизвестны методы количественной оценки различий в зараженности любых группировок рыб, ниже излагается способ, который, по-видимому, не может претендовать на полное совершенство и отсутствие погрешностей, но в какой-то мере дает возможность оценить различия. При этом мы исходили из того, что заражение рыб в озере простейшими и некоторыми цестодами происходит по закону Пуассона для случайных событий, т. е. вероятность заражения тем или иным паразитом всех рыб данной группировки одинакова. При выполнении этого условия рыбы разных группировок, находясь в своих стациях, могут иметь разную вероятность заражения. Если p_1 и p_2 — вероятности заражения рыб каждой из сравниваемых группировок и они совпадают со средними значениями интенсивности инвазии, то отношение $p_1 : p_2$ и будет отражать степень различий в зараженности.

У *Myxobolus neurobius* мы имеем возможность сравнивать только экстенсивности инвазии, поэтому необходимо иметь в виду, что поэтому степень различий несколько сглажена. Это объясняется тем, что отношение средних значений интенсивности инвазии всегда больше отношения экстенсивностей, т. е. $\frac{p'_1}{p'_2} < \frac{p_1}{p_2}$, где p'_1 и p'_2 — вероятности экстенсивностей инвазии, соответствующие приведенным значениям интенсивности. Сравнение показало, что молодь типов *b*, *d*, *c* имеет примерно одинаковую вероятность заразиться *M. neurobius*, тогда как молодь типов *f* и *i* имела в два раза меньшую вероятность, а красная типа *h* даже почти в четыре раза меньшую вероятность заразиться этим паразитом. На основании этого сравнения мы можем говорить о существенных различиях в возможности заражения, имеющих у рассмотренных группировок, и соответственно о наличии особенностей экологии, характерных для одних группировок и отсутствующих у других. По всей вероятности, группировки, ведущие хорошо выраженный пелагический образ жизни (*f*, *i*, *h*), не имеют возможности зара-

жаться теми спорами, которые скапливаются на дне и у дна, заглатывая споры только из толщи воды, что сильно уменьшает вероятность заражения.

Заражение молоди плероцеркоидами *Diphyllbothrium* sp. происходит при поедании некоторых видов копепод. Ранее было показано, что в ряде водоемов заражение рыб локальных стад происходит по закону случайных событий (Коновалов и Коновалова, 1969). Однако в некоторых случаях не отмечалось соответствия между теоретическим и эмпирическим распределениями. Причина этого несоответствия становится очевидной только при рассмотрении материала по зараженности рыб некоторых группировок и изолятов. Сравнение с помощью критерия « χ -квадрат» эмпирического распределения молоди типа *f*, принадлежащей изоляту р. Бушуйки, дает полное сходство с теоретическим. То же можно сказать о половозрелых рыбах из р. Бушуйки и о молоди типа *d* (табл. 7). Распределение молоди типа *b* по числу плероцеркоидов значительно расходится с теоретическим, и это объясняется тем, что мы имеем дело с гетерогенной группировкой (Коновалов и др., 1970). Так, рыбы изолятов р. Пономарки, р. Лотной и других имеют этот тип чешуи, хотя в какой-то степени отличаются экологией. По аналогии с типом *b* молодь типа *h* можно считать гетерогенной, хотя пока неизвестно, рыбы скольких изолятов ее составляют. Если в дальнейшем удастся доказать справедливость этого предположения, то характер распределения рыб по зараженности *Diphyllbothrium* sp. и его отклонения от

Т а б л и ц а 7

Степень соответствия распределения Пуассона с распределением различных групп красной по числу плероцеркоидов *Diphyllbothrium* sp.

Группировка	<i>n</i>	<i>x</i>	x^2x	$x^2\alpha_{(01)}$
<i>b</i>	147	0.57	22	13.3
<i>d</i>	53	0.4	2.5	9.2
<i>f</i> (молодь) . . .	53	4.4	17.1	20.1
<i>f</i> (взрослые) . . .	150	5.4	8.4	24.7
<i>h</i>	94	4.3	41.5	23.2

Пуассона можно будет использовать в качестве индикатора однородности или гетерогенности рассматриваемой группировки.

Обычно отклонения от распределения Пуассона происходили за счет несовпадений единичных крайних испытаний, поэтому с оговоркой и некоторой долей условности можно принять, что зараженные рачки равномерно распределены между незараженными по всему озеру и что вероятность заражения зависит только от количества потребленного планктона. Предположим, что один зараженный рачок приходится на $N - 1$ незараженных, и тогда, чтобы заразиться одним плероцеркоидом, необходимо съесть в среднем N рачков. Далее, зная среднюю интенсивность инвазии (x), можно вычислить количество потребленных копепод. Оно будет равно xN . В свою очередь сравнение количества потребленных копепод рыбами разных группировок можно проводить с помощью отношения $x_1N : x_2N : \dots : x_nN$, которое преобразуется в отношение $x_1 : x_2 : \dots : x_n$. Следовательно, даже не зная величину N , можно найти количественное выражение степени различий.

В нашем случае $x_d : x_b : x_h : x_f = 1 : 1.44 : 10.9 : 11.1$. На основании этого отношения можно говорить о существенных различиях в потреблении планктона двух групп молоди (*b*, *d* и *h*, *f*). Как показали обловы неводом, молодь типа *d* обитает в прибрежной зоне и в основном питается воздушными насекомыми и бентосом. У молоди типа *b* планктон играет несколько большую роль в питании, тогда как у молоди типов *f* и *h* доминирует планктонное питание. Таким образом, все группировки молоди в озере по их экологии можно разделить на питающихся планктоном (типы *h*, *f*, *i*), воздушными насекомыми и бентосом (тип *d*) и занимающих промежуточное положение (типы *b* и *c*).

Предложенные паразиты могут быть также использованы как индикаторы группировок. Однако *Myxobolus neurobius* следует применять только в качестве вспомогательного индикатора, поскольку у слизистых споро-

вигов возможно определить только одну характеристику экстенсивности, и его в связи с этим удобно применять только при анализе большого числа рыб. С помощью *Diphyllbothrium* sp. можно будет, очевидно, довольно хорошо дифференцировать рыб, имеющих ложные кольца. Треугольник, предложенный нами ранее (Коновалов и Коновалова, 1969) для оценки степени различий, показывает, что в этом случае удастся дифференцировать 70—80% рыб типов *f*, *h*, *i* только по одной интенсивности инвазии даже при наличии единичных экземпляров из рыб с чешуей типов *b* и *d*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сравнительный анализ паразитофауны группировок молоди красной, отличающихся строением чешуи, показал, что молодь локального стада в экологическом отношении не представляет собой однородную группировку. Оказалось, что молодь красной локального стада оз. Азабачьего образует три основные группы, заметно отличающиеся своей экологией: прибрежную, рыбы которой в основном питаются бентосом и воздушными насекомыми; пелагическую, питание которой происходит главным образом за счет планктона, и промежуточную со смешанным питанием как донными, так и планктонными организмами.

Следовательно, даже в таком сравнительно небольшом водоеме налицо разделение молодью, разных изолятов мест обитания и существование заметных различий в их экологии, что сильно отражается на паразитофауне красной и позволяет использовать паразитов в качестве индикаторов изолятов и экологических группировок.

Л и т е р а т у р а

- Г и н е ц и н с к а я Т. А. 1959. Жизненные циклы и биология личиночных стадий паразитических червей рыб. В кн. Основные проблемы паразитологии рыб. Изд. ЛГУ : 144—183.
- К о н о в а л о в С. М. и К о н о в а л о в а Г. В. 1969. Дифференциация локальных стад красной *Oncorhynchus nerka* по паразитам-индикаторам. Паразитология, 3 (1) : 42—52.
- К о н о в а л о в С. М., И л ь и н В. Е. и Щ е р б и н и н Г. Я. 1970. Особенности строения чешуи молоди красной *Oncorhynchus nerka* (Walb.) локального стада озера Азабачьего. Вопросы ихтиологии, 10.
- Т р о ф и м е н к о В. Я. 1969. Гельминтофауна рыб пресных вод азиатской Субарктики. Канд. дисс. М. : 1—313.
- Ш м а л ь г а у з е н И. И. 1968. Факторы эволюции. Изд. «Наука», М. : 7—451.
- Ш у л ь м а н С. С. 1966. Микроспоридии фауны СССР. Изд. «Наука», М.—Л. : 3—506.
- Ш у л ь м а н С. С., Б е р е н и у с Ю. Н. и З а х а р о в а Э. А. 1959. Паразитофауна локальных стад некоторых рыб Саяноозера. Тр. Карельск. фил. АН СССР, Вопр. паразитол. Карелии, вып. 14 : 47—71.
- D a w e s B. 1947. The trematodes of British Fishes. Roy. Soc., 131 : 1—364.
- G u t t o w a A. 1963. Natural focus of infection of plankton crustaceans with procercoids of *Diphyllbothrium latum* L. in Finland. Acta Parasitol. Polon., 2 (10) : 145—152.
- H a r t m a n W. L. a. R a l e i g h R. F. 1964. Tributary homing of sockeye salmon at Brooks and Karluk Lakes, Alaska. J. Fish. Res. Bd. Canada. 21 (3) : 458—504.

PARASITE FAUNA OF VARIOUS GROUPS OF THE YOUNG OF ONCORHYNCHUS NERKA (WALB.) FROM THE LOCAL STOCK OF LAKE AZABACHJE

S. M. Konovalov, A. G. Shevliakov, V. K. Krasin

S U M M A R Y

A comparative analysis was made of parasite fauna of the young of *Oncorhynchus nerka* (Walb.) from Lake Azabachje (the basin of the Kamchatka river). The analysis showed that the young of the local stock does not represent a uniform ecological group. Parasitological data indicate that the young of *O. nerka* from this lake forms three groups differing in their ecology: 1. coastal group fishes of which feed mainly on benthos and aerial insects; 2. pelagic group feeding of which proceeds principally on account of plankton; 3. intermediate group with a mixed type of feeding both on bottom and plankton organisms.